Zur Bildung und labilen Determination der Flügelimaginalscheibe und des lateralen Tracheenbogens bei dem Eichenseidenspinner *Antheraea pernyi Guér* und einigen anderen Lepidopteren

INAUGURALDISSERTATION

zur Erlangung des akademischen Grades
eines Doktors der Naturwissenschaften
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität des Saarlandes

(Auszug)

Vorgelegt

von

MARGA LEMPPENAU

aus Tübingen

1962

Saarbrücken 1962

f 50 /62

Promotionsdatum: 21.3.60
Tag der mündlichen Prüfung: 21. März 1960
Der Dekan: Professor Dr. C. von Fragstein
Berichterstatter: Privatdozent Dr. G. Altmann
Professor Dr. G. de Lattin

Universitäts- und Schulbuchverlag GmbH., Saarbrücken
Druck: Saarbrücker Druckerei und Verlag G.m.b.H., Saarbrücken

Aus dem Zoologischen Institut der Universität des Saarlandes

Zur Bildung und labilen Determination der Flügelimaginalscheibe und des lateralen Tracheenbogens bei dem Eichenseidenspinner *Antheraea pernyi* Guér. und einigen anderen Lepidopteren*)

Von

Marga Lemppenau

Die Entstehung der äußerlich nicht mehr sichtbaren Flügelanlagen holometaboler Insektenlarven, der sogenannten Flügelimaginalscheiben, war erstmalig von WEISMANN (1861) an Musciden untersucht worden. Nach ihm entstehen bei diesen *Dipteren* die Flügelanlagen bläschenförmig aus der Tracheenmatrix und verwachsen dann nachträglich mit der Hypodermis (s. hierzu auch TOWER, 1903); bei *Neuropteren* und *Lepidopteren* hingegen entwickeln sich diese unmittelbar aus der Hypodermis heraus (s. PANKRITIUS, 1884 u.a.).

Eine so unterschiedliche Herkunft der pleural gelegenen Flügelimaginalscheiben (sie liegen, wie Abb. 7c zeigt, bei Lepidopteren etwa an der Stelle der im Meso- und Metathorax entschwundenen Stigmen) war schon damals nicht ohne weiteres mit der herrschenden Ansicht von einem monophyletischen Ursprung des Insektenflügels in Einklang zu bringen. Eine Lösung des Problems steht indessen auch heute noch aus.

Seither sind aber aus dem individuellen Entwicklungsgang bei den Vertretern verschiedener Holometabolengruppen zahlreiche Bildungsformen der Flügelanlage bekannt geworden, die, miteinander verglichen, deutlich erkennen lassen, wie eine ursprünglich äußerlich sichtbare Flügelanlage nach und nach unter die Hypodermis versenkt wird und so all-

---

*) Auszug aus der gleichnamigen Dissertation nach dem in der öffentlichen Verteidigung gehaltenen Vortrag vom 21. März 1960.

mählich in die Leibeshöhle entschwindet (s. Abb. 1). In umgekehrter Richtung trat eine solche Neigung neuerdings bei den regenerierenden Flügelanlagen von Schmetterlingsraupen zutage (LEMPPENAU, 1960 b). Anstatt den in der Ontogenie vertretenen Bildungstyp einer vollkommen in die Leibeshöhle versenkten Flügelanlage zu repetieren, zeigten nämlich 75% der Regenerate die Tendenz, die Bildung der Flügelanlage vice versa wieder näher zur Hypodermisoberfläche hin zu verlagern. Dabei offenbarten die frühen Bildungsetappen der Regeneration eine formale Ähnlichkeit mit Vorgängen aus der Ontogenie der Flügelanlage bei anderen Insektengruppen. Eine *freie* Bildung der Flügelanlage, die bei primitiven *Koleopteren* noch von der Hypodermis unter die Kutikula vorwächst (Abb. 1, a_1/a_2), trat in der Regeneration bei den *Lepidopteren* allerdings nicht auf (eine schwache Tendenz hierzu war allenfalls in der Regeneratgruppe D andeutungsweise zu erkennen). Wohl aber war eine *halbfreie* bzw. „reverse" Bildung der Flügelanlage (Abb. $1/b_1/b_2$), die außen an der Hypodermisoberfläche entsteht, aber nachträglich im Zuge der präsumptiven Flügelblattbildung in die Leibeshöhle revertiert wird, sowohl bei *Koleopteren* als auch bei *Neuropteren* und *Lepidopteren* vertreten (s. Regeneratgruppe C). Bei den meisten *Dipteren* hingegen entsteht die Anlage in einer breiten Hypodermissenke, in die das präsumptive Flügelblatt vorwächst (Abb. 1, c_1/c_2 und d_1/d_2; ähnlich wird die Anlage des Schmetterlingsflügels in der Regeneratgruppe B gebildet).

Am vollkommensten von der Hypodermis abgeschlossen und am tiefsten in die Leibeshöhle versenkt wird die von Blutzellen umgebene Flügelanlage in der Normalentwicklung der *Lepidopteren* (von 25% der Regenerate in Gruppe A repetiert). Sowohl bei Kleinschmetterlingen wie Ephestia kühniella (KÖHLER 1932), als auch Großschmetterlingen wie Philosamia cynthia (KUNTZE 1936) und der hier untersuchten Saturnide Antheraea pernyi sistiert die Flügelanlage vom Stadium der Eiraupe an bis zur 3. Häutung in dem Zustand einer simplen Hauttasche, von KUNTZE auch „primäres Flügelsäckchen" genannt; seine beiden Wände, die innere und die äußere (Wi und Wa), sind bis zur 2. Häutung noch gleichförmig (Tafel I/I/2). Sie liegen eng aneinander und scheiden an ihrer physiologischen Oberseite nur eine dünne Chitinlamelle ab (s. Abb. 12a, Chil). Im 3. Stadium beginnt sich eine erste Anlagesonderung an dem primären Flügelsäckchen bemerkbar zu machen: die Zellage der inneren Wand verdickt sich allmählich zu einem zylinderförmigen Epithel, die der äußeren hingegen bleibt hypodermisähnlich (s. Abb. 16, Wi und Wa). Nach der 3. Häutung wölbt sich dann das untere Ende der verdickten Innenwand stark auf (Abb. 12 a—c, Afw) und stülpt sich von ventral in Richtung nach dorsal um (Abb. 13a, Ust). Diese umgestülpte Zellregion repräsentiert die Anlage des präsumptiven Flügelblattes im engeren Sinne. Sie wächst im 4. und 5. Raupenstadium in dem häutigen Etui des Peripodialsackes, der aus der äußeren Wand entsteht, stark nach ventral unterhalb des lateralen Tracheenbogens aus (Abb. 13 b u. c, Ps u. pr. Flb.). Die im Inneren der Blattbildung zur Mittelmembran (Mim) verklebten Basalmembranen der einander zugewandten Epitheluntersiten weichen jedoch nach der 4. Häutung an bestimmten Stellen zur Bildung des ersten tracheenhalti-

gen Lakunensystems wieder auseinander (Abb. 13c, Lak u. Fltr.). Abschließend stülpt sich das provisorisch tracheisierte Flügelblatt aus dem Peripodialsack aus und liegt im Vorpuppenstadium dann *frei* unter der Kutikula des letztenRaupenstadiums (vgl. hierzu Abb. 1, a_2). Damit ist die Versenkung der Flügelanlage aufgehoben und die Etappe der Imaginalscheibenbildung zu Ende. Im Puppenstadium schließlich werden die ausgestülpten, stark ausgewachsenen vorderen Flügelblätter dann auch *äußerlich* sichtbar.

Soweit stimmen die Befunde über die Ausbildung der Flügelanlage bei den oben erwähnten 3 Schmetterlingsarten überein.

Bezüglich der Bildung des noch wenig untersuchten lateralen Tracheenbogens jedoch ergeben sich Besonderheiten. Im Unterschied zu Ephestia kühniella und Philosamia cynthia (jetzt Samia walckeri) teilt sich nämlich bei Antheraea pernyi der hinter der Flügelimaginalscheibe vorbeistreichende Tracheenbogen (Abb. 9b und 16a, Trb) vor und nach derselben in einen dorsalen und ventralen Tracheenabschnitt auf (Abb. 8 u. 9a, dA_{1-3} und Mst); der dorsale wird noch in 2—3 Tracheen weiter aufgezweigt, die sich ihrerseits verästeln und offen mit Tracheolen endigen, während der ventrale im Bogen weiterlaufend das von Tracheenästen flankierte, geschlossene Mittelstück des Tracheenbogens darstellt (Abb.2b, Mst). Dieses wird zwar *im 2.u.3. Stadium* noch stärker ausgebildet als die Dorsaläste (Abb. 16a); letztere wachsen aber *im 4.* und *5. Stadium* besonders stark zu beiden Seiten der vorderen Flügelimaginalscheibe empor (s. Abb. 9a); doch bleiben sie am hinteren Tracheenbogen meistens kleiner oder erscheinen reduziert, während das Mittelstück dort stärker ausgebildet wird (Abb. 9b, dA u. Mst). In vielen Fällen wird nur ein Dorsalast, vor oder hinter der Flügelimaginalscheibe, besonders stark entwickelt (Abb. 8, dA). Dieser variable Ausbildungsstand der Dorsaläste im Verhältnis zu dem Mittelstück des Tracheenbogens war nun außer bei *Saturniden* wie Anth. p., Saturnia pyri und Smerinthus ocellata auch bei den Vertretern anderer Schmetterlingsfamilien zu beobachten. So wird z.B. bei *Sphingiden* wie Sphinx ligustri und Deilephila euphorbiae das etwas schräg gestellte, dünn und zart gebildete Mittelstück des vorderen Tracheenbogens von einem überaus starken hinteren Dorsalast flankiert (Abb. 2a); umgekehrt erscheinen bei *Nymphaliden* die Dorsaläste zu Seiten eines stark ausgeprägten Mittelstückes weitgehend reduziert (Abb. 2c). Allem nach zu schließen, erstarkt das Mittelstück des Tracheenbogens um so mehr, je schwächer die Dorsaläste ausgebildet werden — d.h. der Ausbildungsstand der Dorsaläste verhält sich zu dem des Mittelstückes weitgehend reziprok.

Wie schon erwähnt, laufen die Dorsaläste des Tracheenbogens im *3. Stadium* in Tracheolen aus (Abb. 16a, dA_{1-3}); im *4. Stadium* emittieren diese jedoch ein Tracheolensystem von eigentümlichem Aufbau: dieses besteht nämlich aus 5—8 Tracheolenbüscheln, die nebeneinander herziehen (s. Abb. 10b, Trbü). Jedes dieser Büschel entspringt einem „Tracheenstil" (Abb. 13b, dE), der am anderen Ende dem Dorsalast bzw. in seltenen Fällen auch am Mittelstück des Tracheenbogens ansetzt (Abb. 10a, dE_{1-4}); *im 5. Stadium* schließlich entspringt einigen dieser gestielten

Tracheolenbüschel eine primäre Flügeltrachee. Das Erstaunliche ist, daß sich hier bei Anth. p. die Dorsaläste trotz ihrem Tracheolensystem an der primären Flügeltracheenbildung beteiligen (s. Abb. 9a u. 10a), welche sonst ja dem geschlossenen Mittelstück des Tracheenbogens vorbehalten zu sein pflegt (s. KUNTZE 1936).

Dieses Mittelstück liegt in den frühen Stadien bis zur 3. Häutung emissionslos der anlagebildenden Innenwand an (Abb. 16a); erst zu Beginn des 4. Stadiums wird dieser Kontakt gelöst: von der Tracheenmatrix ausgehend, schieben sich nämlich Tracheolenbildungszellen zwischen das Mittelstück und die Innenwand ein, die sich nunmehr aufzuwölben und umzustülpen beginnt (Abb. 12a u. b). Entfällt jedoch diese Tracheolenbildung wie im Falle der Abb. 12c, so werden Tracheenbogen und Innenwand durch die Umstülpungsbewegung der letzteren auseinandergezogen, wobei allerdings ihre miteinander verklebten Basalmembranen (Ba) nicht voneinander gelöst, sondern auseinandergerissen werden. Zur selben Zeit etwa bildet sich an dem Tracheenbogen in der Mitte des Mittelstückes eine Einschnürung, auch präformierte Stelle genannt; diese wird am hinteren Tracheenbogen deutlicher ausgeprägt als an dem vorderen (vgl. Abb. 9a mit 9b, prSt.). Da diese Stelle selbst keine Tracheolen entsendet, zerteilt sie die Masse der übrigen Tracheolenbildungszellen, welche dadurch in 2 Partien geschieden werden. Dort, wo letztere die Breitseite der Innenwand berühren, entstehen zwei, direkt über der präformierten Stelle durch einen Einschnitt voneinander abgesetzte Aufwölbungen (Abb. 16c, $Trlb_{1-2}$ u. Afw_{1-2}). An der zuvor einheitlich verdickten Innenwand (Abb. 16a, Wi) entsteht so vorübergehend eine Zweiteiligkeit der Anlagebildung. Derartige Epithelverdickungen bilden sich im 4. Stadium auch in der Längsrichtung an der Innenwand der Flügelimaginalscheibe an den Stellen, die den Kontakt mit Tracheolenbildungszellen in Richtung von ventral nach dorsal aufgenommen haben (Abb. 12a u. b, Trlb). All diese Kontakte zwischen Tracheolen und Innenwand lösen sich jedoch wieder, indem sich im 5. Stadium der Abstand zwischen dem Tracheenbogen bzw. seinem Tracheolensystem und der Flügelimaginalscheibe im Zuge der präsumptiven Flügelblattbildung immer mehr erweitert (vgl. Abb. 13b mit c, Trb).

Die bei Anth. p. somit in der Normalentwicklung beobachtete Koordination von Tracheenkontakt zu Anlagebildung ließ nun aber vermuten, daß letztere in Abhängigkeit von dem ersteren entstehe. Damit war aber zugleich die Frage nach dem Determinationsgeschehen in der Bildung der Flügelimaginalscheibe aufzuwerfen. Zur Untersuchung dieser Frage wurden nun 2 Serien von Raupen im 2.—5. Stadium operiert. Bei der 1. Operationsserie wurde die Leibeshöhle der Raupen lateral am Meso- bzw. Metathorax geöffnet (s. Abb. 7c) und der silbern schimmernde Tracheenbogen zu den Seiten der vorderen bzw. hinteren Flügelimaginalscheibe durchtrennt (s. Abb. 8, Schn.). Damit wurde das Mittelstück aus dem Tracheenbogen herausgetrennt und in isoliertem Zustand in der Leibeshöhle belassen; dort überdauerte es in mehreren Fällen zusammen mit der Flügelimaginalscheibe (s. Abb. 10a, 10b u. 11a). Darüber hinaus wurde die Flügelimaginalscheibe in einigen Fällen durch 1—2 Einschnitte in der Richtung von der Spitze zur Basis verletzt (s. Abb. 7c, Pfeil).

Bei der 2. Operationsserie wurde die Flügelimaginalscheibe selbst isoliert, d.h. sie wurde im 2.—5. Stadium an ihrer Ansatzstelle von der Hypodermis losgetrennt und dann in der Leibeshöhle belassen; sie erhielt sich dort in einigen Fällen auch dann, wenn der Tracheenbogen degenerierte (s. Abb. 11b). Darüber hinaus wurde einigen Raupen von Sphinx ligustri die alte Flügelimaginalscheibe im 5. Stadium entnommen und in jüngere Wirtstiere implantiert. Nach jeder Operation wurde das geöffnete Hautfenster (s. Abb. 7c) wieder zugedeckt und mit Kollodium verschlossen.

Die postoperativen Folgen derartiger Eingriffe wurden sodann in verschiedenen Zeitabständen von der Operation an bis zum Vorpuppenstadium untersucht; dabei zeigten 30 % der im 2.—4. Stadium operierten Flügelimaginalscheiben (n=126) eine Ablenkung aus ihrer vorgesehenen Entwicklungsrichtung. Jedwede „Ablenkbarkeit von der prospektiven Entwicklungsrichtung" (Vogt, 1946), kennzeichnet aber den noch labilen Determinationszustand einer Organanlage, im vorliegenden Falle der Anlage des Schmetterlingsflügels.

Nun waren aber hier an der Flügelimaginalscheibe 2 Stufen der Ablenkbarkeit voneinander zu unterscheiden, die in Abhängigkeit von der Operationsart und dem Alter der Tiere standen; dabei zeigte die 1. Form der Abweichung vom normalen Entwicklungsgeschehen einen stärkeren Grad von labiler Determination an als die 2., die, in Kenntnis der Entwicklungsmöglichkeiten einer Flügelimaginalscheibe überhaupt (s. Abb. 1) hier einen Sonderfall von Ablenkbarkeit darstellen dürfte. Es zeigte die Flügelimaginalscheibe nämlich

1. eine dermoide Ablenkbarkeit (wobei der Entwicklungsgang zur Organbildung hin gänzlich und auf die Dauer verlassen wurde) in Form von Rückbildungen und Stagnationen nach Operationen an Flügelimaginalscheibe und Tracheenbogen im 2.—4. Stadium; dermoide Bildungstendenzen traten an ersterer als auch an letzterem auf (Tafel I/III u. V; Abb. 19a u. b, $Stagnation_{1-3}$), nicht aber an beiden zugleich (s. hierzu Abb. 10b, 14b und Tafel I/IV/3b);

2. eine zeitweilige Ablenkbarkeit der Flügelanlage aus ihrer Normogenese; dabei konnte in rd. 30% der Fälle nach einer vorübergehenden Stagnation das ursprüngliche Entwicklungsziel, nämlich die Flügelblattbildung, auf einem atypischen Bildungsweg wieder angestrebt werden (s. Abb. 3, 4 u. 6, sowie Abb. 19b, Umbildung II; Um- u. Neubildung III).

Im 2. und 3. Stadium trat bei 65% der Fälle (n=47) eine *dermoide Ablenkbarkeit* des Flügelsäckchens nach der Zerteilung des Tracheenbogens auf, dessen Kontinuität nach der Operation in keinem Falle wieder hergestellt wurde. Bei diesen entwicklungsgestörten Flügelsäckchen gab es nun einerseits solche, die nach der Operation ihren Kontakt mit dem isolierten Mittelstück des Tracheenbogens vorzeitig lösten, sich in Richtung zur Hypodermis zurückstülpten und in diese wieder einbezogen wurden bzw. als chitingefüllte Hautsäckchen stagnierten (Tafel I/Abb. IIa, IIIa und b); — andererseits wucherten einige Flügelsäckchen zu irregulär geformten Hautplatten in die Leibeshöhle ein

(vgl. hierzu Abb. 17a). Nur wenige Flügelimaginalscheiben bildeten sich nach Sektionen des Tracheenbogens unter Wachstumsrückstand normal weiter (s. Abb. 11a).

Im 4. Stadium traten nach Sektionen des Tracheenbogens keine dermoiden Ablenkungsformen des Flügelsäckchens mehr auf (s. hierzu Abb. 10a). Nur wenn die Flügelanlage zusätzlich noch durch Einschnitte verletzt worden war, bildete sich diese in einigen Fällen zur Hypodermis zurück (Tafel I/III/4a). Der nun schon stabilere Determinationszustand der Flügelanlage konnte also durch eine unmittelbare Verletzung derselben noch einmal ins Wanken gebracht werden.

Im 5. Stadium schließlich konnten selbst größere Amputationen an der Imaginalscheibe ihre Fortbildung zum präsumptiven Flügelblatt nicht mehr verhindern. Schon durch die Versuche von KOPEC (1922) wurde ja die Selbstdifferenzierungsfähigkeit der Flügelimaginalscheibe und damit ihr stabiler Determinationszustand in diesem Stadium hinreichend bewiesen.

Der Zeitraum der labilen Determination zerfällt demnach in zwei Abschnitte, die durch den Zeitpunkt der 3. und 4. Häutung gekennzeichnet werden können. So braucht *vor der 3. Häutung* die Flügelimaginalscheibe nicht unmittelbar selbst verletzt zu werden, um ihre Entwicklung in irreversibler Weise zu stören; hierzu genügt schon eine Unterbrechung des Tracheenbogens und damit der Luftzufuhr; *im 4. Stadium* hingegen erweist sich die Flügelimaginalscheibe gegenüber dem Ausfall des Tracheenbogens schon als stabil, unmittelbaren Verletzungen gegenüber noch als labil determiniert. *Im 5. Stadium* erst zeigt die Flügelimaginalscheibe eine stabile Selbstdifferenzierungsfähigkeit. Die Grenze zwischen labiler und stabiler Determination kann demnach durch den Zeitpunkt der *4. Häutung* markiert werden.

In diesem Zeitraum bis zur 4. Häutung traten nun auch diejenigen Abweichungen von dem normalen Bildungsweg auf, welche die 2. Form der Ablenkbarkeit charakterisieren.

Im 2. Stadium vereinigten sich nämlich im Zuge der postoperativen Rückbildung des Flügelsäckchens die proximal gelegenen Teile seiner inneren und äußeren Wand zu dem Boden einer nach außen hin offenen Hypodermissenke (Abb. 4a, Wi, Wa und Bo). Daraufhin konnte sich dieser zu einer ersten Anlagebildung verdicken (Tafel I/IIa und b) und mittels einer Umstülpung an seinem ventralen Ende die präsumptive Flügelblattbildung übernehmen (Abb. 4b u. c, Ust). Eine ähnliche Art und Weise der Anlagebildung trat bei Regeneraten des Flügelsäckchens auf (vgl. hierzu auch Abb. 1, c_1 u. d_1).

Im *3. Stadium* konnte zwar nach der Zerstörung des Tracheenbogens das Flügelsäckchen in seiner ursprünglichen Form erhalten bleiben; doch, da es den Tracheenkontakt verloren hatte und somit freibeweglich geworden war, verlor es in mehreren Fällen seine normale Lage in der Leibeshöhle und drehte sich in Richtung von ventral nach dorsal um (Abb. 3a und b, a Fli). Bei dieser nunmehr seitenverkehrten Orientierung verlor die jetzt distal nach außen liegende, ehemalige Innenwand ihre Anlagebildung; sie wurde wieder hypodermisartig, wohingegen die jetzt

proximal nach innen zur Leibeshöhle zu liegende ehemalige Außenwand eine Flügelanlage bilden konnte, wenn sie Kontakt mit neuen Tracheen bzw. Tracheolenbildungszellen bekam (Abb. 17b, Tr; Tafel I/II/3). In diesem Falle entwickelte sich aus der ehemaligen Außenwand ein präsumptives Flügelblatt (Abb. 3c, a Fli).

Im 4. Stadium war eine solche Übertragung der Anlagebildung von der ursprünglich inneren Wand auf die äußere lediglich in einem Fall zu beobachten, bei dem die Flügelimaginalscheibe absichtlich nach dorsal orientiert worden war; die Bildung des präsumptiven Flügelblattes blieb aber trotzdem der ehemaligen Innenwand vorbehalten, an der die ursprüngliche Anlage nicht vollständig zurückgebildet worden war.

Diese von Stadium zu Stadium stufenweise stabiler werdende Determination der Anlagebildung findet somit ihren Ausdruck darin, daß die Bildung der Organanlage immer mehr auf die Seite der ursprünglichen Innenwand eingeschränkt wird. So kann im *2. Stadium* die Anlage zwar noch von *Innen- und Außenwand* gemeinsam herausgebildet werden, *im 3. Stadium* aber nur noch aus *Innen- oder Außenwand; im 2. und 3. Stadium* sind also beide Wände noch zur präsumptiven Flügelblattbildung fähig, *im 4. Stadium* hingegen nur noch die *Innenwand*. So wird auch verständlich, warum im 4. Stadium die Modifikationen der Anlagebildung im Sinne der 2. Ablenkbarkeit zurücktreten; das ursprüngliche Flügelsäckchen hat eben seine Regulationsfähigkeit in dieser Richtung eingebüßt.

Andererseits tritt im 4. Stadium nach dem Verlust der alten Anlagebildung auch eine Neubildung derselben in Erscheinung; diese entsteht nach dem reversen Bildungstypus (s. Abb. 1, b_1/b_2) dorsal in der Hypodermis über dem ursprünglichen Flügelsäckchen, entweder an seinem Einstülpungsrand zur ehemaligen Innenwand hin (s. Tafel I/III/4a, der Pfeil zeigt die Stelle an), oder noch etwas weiter von ihm entfernt (vgl. Abb. 3b mit c, nFli). Zwei sich gegenseitig in ihrer Entwicklung hemmende Anlagen treten sodann auf, wenn außer der Neubildung am dorsalen Einstülpungsrand eines seitenverkehrt orientierten, alten Flügelsäckchens zusätzlich auch noch eine Anlagebildung auf seiner ehemaligen Außenseite vorhanden ist (Abb. 3b, nFli und a Fli). Da die Wachstumsrichtungen der beiden Anlagen einander entgegengesetzt sind (die Neubildung wächst nach ventral, die Anlage des alten Flügelsäckchens in diesem Falle nach dorsal aus), stagnieren sie in ihrer Entwicklung. Setzen die beiden Anlagen jedoch nicht an derselben Hauttasche an wie im Falle der Abb. 3b, sondern bleiben durch eine Hypodermispartie voneinander abgesetzt, dann können beide Anlagen mit der präsumptiven Flügelblattbildung beginnen (Abb. 3c). Eine auf dieser Grundlage entstandene Zweifachbildung des Flügelblattes wurde bei Anth. p. bis in das Vorpuppenstadium beobachtet. Darüber hinaus wurde noch eine andere Möglichkeit zu Mehrfachbildungen des Flügelblattes entdeckt (LEMPPENAU 1960a).

Zu einer Zeit, in der die labile Determination der Flügelimaginalscheibe dahinschwindet, manifestiert also der ebenfalls noch labil determinierte, nach dorsal angrenzende Hypodermisbereich die Fähigkeit zur Neubildung von Flügelanlagen nach dem reversen Bildungstyp. Aber

auch der ventrale Hypodermisbereich darunter zeigt eine Neubildungsfähigkeit: nämlich die zur Bildung eines der neuen Flügelanlage zugeordneten Blutzellensäckchens. Dabei entstehen *im 4. Stadium* bis zu 11 Blutzellenballen. Jeder einzelne derselben bildet sich durch mehrere Mitoseschritte aus einer einzigen, sich teilenden Hypodermiszelle heraus, wölbt sich unter der Basalmembran in Richtung zur Leibeshöhle vor und wird dann von der Hypodermis abgeschnürt (Abb. 18, Mi, Z_4/Z_8; Blb_{1-3} die freien, Blb_{4-8} die noch in der Hypodermis liegenden Blutzellenballen). Die Art und Weise der Blutzellenbildung ist hier also eine ganz andere als die von WEGENER (1926) beschriebene Hämozytenbildung aus der Hypodermis.

Auch das ursprüngliche Blutzellensäckchen besteht aus einer großen Anzahl solcher Blutzellenballen, welche die Flügelimaginalscheibe umgeben (Abb. 13a, Blb). Wird nun die alte Flügelanlage nach der Operation zurückgebildet, so löst sich auch sein Blutzellensäckchen auf; bei Modifikationen und Verlagerungen der Anlagebildung im alten Flügelsäckchen jedoch bleibt es erhalten. Das Blutzellensäckchen besteht und vergeht also mit der Flügelanlage, der es zugeordnet ist. Seine Zuordnung zu diesem erweist sich überdies durch eine Wundheilungsfunktion zu ihrem Schutze. Rings um eine verletzte Flügelanlage schließt sich nämlich das Blutzellensäckchen zu einem Wundverband zusammen. Danach tamponieren einzelne Blutzellenballen (Abb. 17b, Blbi und Blba) die an Innen- und Außenwand des Flügelsäckchens entstandenen Zellücken und nehmen Konkremente (Kon) auf.

Außer der Flügelimaginalscheibe und ihrer Hypodermisumgebung offenbart nun aber auch der laterale Tracheenbogen seinen noch labilen Determinationszustand, insbesondere in dem Zeitraum vor der 3. Häutung. *Im 2. und 3. Stadium* ist der isolierte Mittelabschnitt desselben noch nicht selbstdifferenzierungsfähig; vielmehr zeigt er eine dermoide Ablenkbarkeit (Tafel I/V/ 2 u. 3). So entdifferenzieren sich die *im 2. Stadium* isolierten Tracheenbogenstücke, wenn sie nicht zugrundegehen, zu rundlich-ovalen Dermoidbläschen in der Leibeshöhle. Dabei verdickt sich das ursprünglich plattenförmige Tracheenepithel und wird sowohl zur Bildung einer Tracheenspirale als auch zur Emission von Tracheen bzw. Tracheolenbildungszellen in die Leibeshöhle gleichermaßen unfähig (Abb. 22, Mtr); statt dessen scheidet die nunmehr hypodermisartige, ehemalige Tracheenmatrix im Laufe der Zeit eine feinschichtige, sehr chromophile Chitinperle (Chip) um die Reste der alten, degenerierten Chitinspirale samt dem alten Tracheenlumen ab (Tafel I/V/2a). Darüber hinaus erweist sich die Labilität des Tracheenbogens darin, daß sich oftmals seine Stämme bis zu ihren Ansatzstellen an den Beintracheen zurückbilden, an denen nur noch ihre Stümpfe zu erkennen sind (Abb. 11b; Stu).

Die etwas stabilere Determination des mittleren Tracheenabschnittes *im 3. Stadium* zeigt sich darin, daß sich seine Matrix nicht mehr so deutlich entdifferenziert und nach der 3. Häutung sogar einen neuen Spiralfaden auszubilden vermag, der die degenerierten Reste des vorangehenden in sich enthält (Abb. 11a, Sp_4 und Sp_3). Aus dem isolierten Mittelstück entsteht dann eine länglich-ovale, halb-dermoide Bläschenbildung, deren

Matrix wohl eine starke Endokutikula (En), aber keine solide Chitinperle abscheidet (Abb. 23). Zwar ist das vordere und hintere Ende derselben nun schon zur Neubildung von Tracheen und Tracheolenbüscheln fähig (Abb. 23, Tr_{1-3} und Abb. 10b, $Trbü_{1-5}$), nicht aber zur Bildung primärer Flügeltracheen. In Verbindung mit schwach erkennbaren Differenzierungsanzeichen manifestiert sich hier ein Potenzverlust des isolierten Mittelstückes bezüglich der Flügeltracheenbildung; einerseits ist es nicht gänzlich differenzierungsunfähig, andererseits aber auch nicht so differenzierungsfähig wie die im 4. Stadium isolierten Mittelstücke des Tracheenbogens, die bis zu 6 primäre Flügeltracheen ins Flügelblatt entsenden können (Abb. 10a). Fällt aber nun das Mittelstück infolge Differenzierungsunfähigkeit oder Degeneration für die Bildung von Flügeltracheen aus, so wird das präsumptive Flügelblatt trotzdem tracheisiert (s. Abb. 10b). Dieses empfängt jedoch nunmehr anstelle einer einheitlich vom Tracheenbogen ausgehenden Flügeltracheenbildung eine Reihe von Einzelemissionen primärer Flügeltracheen, die, außer von verschiedenen Orten der Beintracheen (s. Abb. 11b), auch von den Stämmen des alten Tracheenbogens ausgehen können (s. LEMPPENAU 1960c). Aber nicht für alle in das Flügelblatt eindringende Tracheen bilden sich auch zu gleicher Zeit Lakunen in diesem aus (s. Abb. 10b, Lak).

Nach der Isolierung des mittleren Tracheenbogenstückes *im 4. Stadium* schließlich gehen alle Flügeltracheen wieder von dort aus, falls es in der Leibeshöhle erhalten bleibt (s. Abb. 10a). Irgendwelche Anzeichen einer Entdifferenzierung bzw. dermoide Zustände desselben waren nach der 3. Häutung nicht mehr zu beobachten. Die Grenze zwischen einem labilen und einem stabileren Determinationszustand des Tracheenbogens, insbesondere seines Mittelabschnittes, kann demnach durch den Zeitpunkt der *3. Häutung* gekennzeichnet werden (Tafel I/V; vgl. 2 und 3 mit 4).

Ähnliches gilt nun auch für die von der Hypodermis abgelösten Flügelimaginalscheiben, die in isoliertem Zustand in der Leibeshöhle überdauern. So stagnieren die *vor der 3. Häutung* isolierten Flügelsäckchen in einem mehr oder weniger dermoiden Zustand (s. Abb. 19, $Stagnation_{1-3}$), während die *nach der 3. Häutung* isolierten in der Leibeshöhle ein präsumptives Flügelblatt auszubilden vermögen (s. Tafel I/IV/4; vgl. hiermit auch Abb. 14a, pr.Flb).

In fast allen Fällen lösten die *im 2. und 3. Stadium* von der Hypodermis abgetrennten Flügelsäckchen nach der Operation ihren Kontakt mit dem Tracheenbogen; durch Verwachsung der Wundränder entstanden aus ihnen geschlossene Implantatbläschen in der Leibeshöhle; verblieben diese nun ständig ohne einen Tracheenkontakt wie im Falle der Abb. 14b, so war keine Anlagebildung in der Bläschenhypodermis zu beobachten. Im Falle der Abb 15a wurde sogar eine schon vorhandene Anlagebildung an der Innenwand (Wi) des isolierten Flügelsäckchens nach der Operation wieder rückgängig gemacht. An einige Implantatbläschen traten aber nach der Operation neue Tracheen bzw. Tracheolenbildungszellen heran, die in vielen Fällen ventrad von den Beintracheen herkamen (vgl. hierzu Abb. 11b). Wo diese die Bläschenhypodermis berührten, entstand an der Kontaktstelle eine Anlagebildung ganz ähnlich wie in der Normalentwicklung; trat nur eine Trachee an sie heran, bildete sich dort eine

einfache Aufwölbung (s. Tafel I/IV/2b; vgl. hierzu auch Abb. 15b) — wurde das Bläschen jedoch von 2 Partien von Tracheolenbildungszellen berührt, so entstand an ihm eine zweiteilige Anlagebildung mit doppelter Aufwölbung (s. Abb. 15c und d; vgl. hierzu Abb. 16b und c). Viel weiter ging die Entwicklung jedoch nicht bei isolierten Flügelsäckchen.

Was nun die *im 2. Stadium* isolierten Flügelsäckchen ohne Tracheenkontakt betrifft, so bildeten diese in ihrem Innern keine Chitinperle aus; ihre Bläschenhypodermis schied in den beobachteten Fällen nur eine schwache Endokutikula ab (Tafel I/IV/2a). Hingegen bildeten die Implantatbläschen der *im 3. Stadium* isolierten Flügelsäckchen Chitinperlen (s. Abb. 14b und 15a, Chip). Im Falle der Abb. 14b bestand die Chitinperle kurz vor dem Vorpuppenstadium aus einem *im 3. Stadium* ausgebildeten Chitinkern (Chik), der von einer *im 4. Stadium* gebildeten, lamellösen Schale umgeben war. Bezüglich des *5. Stadiums* war keine besondere lamellöse Zuwachsschicht mehr zu erkennen, — hingegen fanden sich an der Stelle des ursprünglichen Tracheenkontaktes Auswucherungen der Bläschenhypodermis (s. Abb. 14b, Wu; s. auch Tafel I/III/3 und IV/3a, an der Spitze des Pfeiles). Es kam daher in den beobachteten Fällen nicht zu einer vollkommenen Rückdifferenzierung isolierter Flügelsäckchen zu Raupenhaut — etwa im Sinne der von Pflugfelder (1926) bei Hemimetabolen erzeugten *„Dermoidzysten"* isolierter Hautimplantate, bzw. der sogenannten *„piepho'schen Bläschen"*, welche bei Holometabolen in jedem Stadium eine Chitinschicht an ihrer physiologischen Oberseite abscheiden (Piepho 1938).

Außer den chitinbildenden Implantatbläschen ohne Tracheenkontakt und Anlagebildung einerseits und den anlagebildenden Implantatbläschen mit Tracheenkontakt, aber ohne Chitinperlenbildung andererseits (Tafel I/IV/2b) gab es nun auch solche, die in dem distalen Abschnitt des isolierten Flügelsäckchens eine Chitinperle, in dem proximalen aber eine Anlage bildeten. Im Falle der Abb. 15a—d wurde dabei die Chitinbildung sukzessive durch die zunehmende Aufwölbung der Anlage verdrängt und ersetzt, bis schließlich anstelle einer Chitinperle die solide Wucherung einer „Epithelperle" das Lumen des Implantatbläschens erfüllte (vgl. hierzu auch Tafel I/IV/3a und b). Solche hypertrophierten Anlagebildungen gelangten jedoch in isoliertem Zustand nicht zur präsumptiven Flügelblattbildung; ihre Epithelperlen stellten vielmehr ein dermoides Substitut der ausfallenden Flügelblattbildung dar. Doch wurde in einigen Fällen noch ein Ausweg aus der Sackgasse einer derartigen Fehlbildung erkennbar: falls nämlich ein isoliertes Flügelsäckchen wieder in den hypodermalen Gewebeverband miteinbezogen wurde (s. Abb. 5a und b), so konnte die Anlage ihre Fähigkeit zur Flügelblattbildung wiedergewinnen. So wuchs im Falle der Abb. 6a seitlich am Rand ihrer Epithelperle (Pe) in atypischer Weise ein präsumptives Flügelblatt in das Lumen (Lu) des ehemaligen Implantatbläschens vor, welches nunmehr als Peripodialhöhle diente (Abb. 6b und c, vgl. hiermit Abb. 1, c_2 und d_2). Die im Schema der Abb. 19a verzeichnete Stagnation der isolierten Flügelanlage konnte nach ihrem Wiederanschluß an die Hypodermis also im Zuge einer Umbildung (s. Abb. 19b, II) wieder aufgehoben werden. Die hierbei zutage tretende Abweichung vom normalen

Formbildungsweg bekundete hinwiederum den noch labilen Determinationszustand der Anlagebildung im Sinne der 2. Ablenkbarkeit; die mutmaßliche Ursache hierfür ist wohl in dem irreversiblen Kontaktverlust der Anlage mit dem lateralen Tracheenbogen zu suchen, welcher eben nicht in ähnlicher Weise rückgängig gemacht werden kann wie etwa eine Unterbrechung der ursprünglichen Hypodermisverbindung mit der Flügelanlage. Diese Vermutung stützt sich u.a. auch auf die Tatsache, daß bei der Regeneration der Flügelanlage vorwiegend atypische Neubildungsvorgänge auftreten (s. hierzu v. Ubisch 1911 und Lemppenau 1960c), welche sich ohne den in der Normogenese üblichen Tracheenbogenkontakt vollziehen; überdies stimmen manche Regeneratformen mit den Umbildungsformen der Flügelimaginalscheibe nach dem Ausfall des Tracheenbogens überein. Dies führt zu der Annahme, daß umgekehrt eine gewisse Freizügigkeit in der Herausbildung der Flügelanlage eben durch ihren Kontakt mit dem Tracheenbogen auf den in der Normogenese gängigen Formbildungsweg eingeschränkt und auf diese Weise ein stabilerer Determinationszustand erreicht wird.

Die Fähigkeit zur präsumptiven Flügelblattbildung ist hierbei offenbar unabhängig von irgendeinem festen Tracheenkontakt eine hypodermiseigene Potenz in dem Bildungsfeld der Flügelanlagen (s. Abb. 7, großer Kreis). Im Interesse der Flügelblattbildung muß daher die Verbindung der Flügelanlage mit der Hypodermis bis ins 4. Stadium aufrecht erhalten bleiben bzw. wieder hergestellt werden. Im 4. Stadium isolierte Flügelanlagen verwachsen ohne weiteres wieder mit der Hypodermis, die sich in mehreren Falten sodann zur Leibeshöhle hin einsenkt (s. Abb. 14a, Fa).

Die Selbstdifferenzierungsfähigkeit der *im 4. Stadium* isolierten Flügelimaginalscheibe konnte jedoch durch zusätzlich am präsumptiven Flügelblatt angebrachte Verletzungen noch einmal ins Wanken gebracht werden. So trat in dem Fall der Abb. 17a eine dermoide Ablenkbarkeit in Erscheinung; anstelle einer Flügelimaginalscheibe war hier nur noch eine lappig auswuchernde, doppelwandige Hautplatte vorhanden. Wucherungstendenzen, die für gewöhnlich nur an einer Stelle des isolierten Flügelsäckchens auftraten (Abb. 14b, Wu), griffen hier auf die ganze Implantathypodermis über, an der eine Anlagebildung nicht mehr zu erkennen war. Bezüglich der Chitinbildung war zwischen physiologischer Ober- und Unterseite kaum mehr ein Unterschied wahrzunehmen, da letztere ebenfalls eine faserige, lamellöse Schicht abschied (Abb. 17a, Laf). An diesem indifferenten Hautstück, dessen Herkunft nicht mehr zu erkennen war, zeigte sich so eine vom 3. bis 4. Stadium fortschreitende Einschränkung der hypodermalen Potenzen bezüglich Bläschen- und Chitinbildung (Tafel I; vgl. III/3 mit 4). Dieser Potenzbeschränkung auf der einen Seite entsprach jedoch andererseits im Falle der Abb. 17a keine Potenzerweiterung zur Flügelblattbildung (wenngleich hier vom Tracheenbogen 3 primäre Flügeltracheen (Fltr) zu der Hautbildung hin ausgewachsen waren!!). Häutige Wucherungen der Flügelimaginalscheibe gedeihen daher offensichtlich in einem Interregnum der beiden Potenzen, der zur Haut- und der zur Flügelblattbildung (s. Abb. 25, Wu).

In dem Schema der Abb. 25 wird nun die postoperativ entstandene Diskrepanz zwischen Haut- und Flügelblattbildung durch eine Art Weichenstellung zwischen den beiden Bildungspotenzen symbolisiert, welche in dem normalen Flügelsäckchen zur Zeit seiner labilen Determination offenbar nebeneinander existieren. Mit Hilfe geeigneter Defektsetzungen entstünde dann für dieses sozusagen die Alternative Haut- oder Flügelblattbildung (Abb. 25, Weiche I). In der Richtung zur Flügelblattbildung hin *(schwarze Bahn)* bestünde sodann in Beziehung zu dem Tracheenkontakt die Möglichkeit zu einer typisch als auch atypisch verlaufenden, präsumptiven Flügelblattbildung (s. Weiche II) — andererseits aber auch zu dermoiden Wucherungen der Anlage und der Bläschenhypodermis im alten Flügelsäckchen (Weiche III). In ähnlicher Weise ergäbe sich auf dem Wege der Rückbildung des Flügelsäckchens zu Haut *(weiße Bahn)* andererseits die Möglichkeit zu einer neuen, wenn auch atypisch verlaufenden Flügelblattbildung, an der sich die Hypodermis beteiligt (Weiche II) — andererseits aber auch zu dermoiden Wucherungen des Flügelsäckchens, dem die Anlagebildung fehlt (Weiche III). Zwischen die Bahn zur Haut- und derjenigen zur Flügelblattbildung hin fielen sodann die Ablenkungsformen der Flügelimaginalscheibe, darunter die noch sehr problematischen Porusbildungen derselben mit verletzten Tracheen.

Bei diesem Sonderfall der Ablenkung verwuchs in 3 Fällen das ventrale Ende des Flügelsäckchens nach der Tracheenbogensektion mit dem Ende einer Trachee (vgl. hierzu Abb. 24). Dabei entstand ein Porus nach außen, durch den die alte Tracheenspirale in einer Art partiellem Häutungsvorgang in die Kutikula abgedrängt wurde (vgl. hierzu Abb. 20, Kon). In anderen Fällen verwuchsen die verletzten Tracheen (darunter auch isolierte Stücke wie im Falle der Abb. 24) an ihrem distalen Ende mit der Hypodermis, die sich an solchen Stellen tief einsenkt. Abb. 22 zeigt einen Fall, bei dem die entdifferenzierte Tracheenmatrix eines Dermoidbläschens soeben mit dem einwuchernden Hypodermisarm (Hy) zusammenwächst. Nach innen zur Leibeshöhle zu gelegene Sektionsstellen verletzter Tracheen heilten *im 2. und 3. Stadium* mit dermoiden Bläschenbildungen ab, die zwar eine verstärkte Endokutikula bilden konnten, aber keine Chitinperle (Abb. 24, $Blä_1$ und $Blä_2$, En).

Es fragt sich nun, ob derartige Porusbildungen nicht einen Sonderfall von Epithelisierung darstellen könnten. Wie jedoch Abb. 20 zeigt, werden bei einer solchen Epithelisierung die Konkremente von Tracheenspiralen von der Hypodermis umwachsen und nach außen abgedrängt, ohne daß hierbei eine Porusbildung zwischen der Trachee und der Hypodermis zustande zu kommen braucht; im vorliegenden Fall blieb es bei einer Verbindung derselben mittels bindegewebsartiger Synzytien (Sy).

Andererseits war nun aber auch zu beobachten, daß nach Sektionen des Tracheenbogens im 2. und 3. Stadium derartige Porusbildungen nur im Umkreis eines noch geschlossenen Stigmas zu finden waren (s. Abb. 7a, kleiner Kreis); letzteres liegt im Raupenstadium an der Segmentgrenze vom Meso- zum Metathorax (s. Abb. 7c und 8, g. St) und wird erst im Imaginalstadium als 2. Thorakalstigma funktionsfähig. Dieses noch em-

bryonale, geschlossene Stigma (Abb. 21a) öffnete sich nun aber in mehreren Fällen nach außen hin, um nach der Verstümmelung des lateralen Tracheenbogens wie eine Porusbildung Konkremente passieren zu lassen (Abb. 21b).

Es ist nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, daß es sich bei diesen in der Nähe des 2. Stigmas lokalisierten Porusbildungen auch um Aktivierungen eines in der Hypodermis noch latent vorhandenen Stigmenbildungsfeldes handeln könnte, welches nach dorsal bis zu den Flügelimaginalscheiben, ja, bis in ihr hypodermales Neubildungsfeld hineinreichen würde (s. Abb. 7a, schraffierte Zone). In diesem Sinne könnte aber auch u.U. die einfache Hauttasche des Flügelsäckchens, die während der ersten 3 Raupenstadien kaum ihre Form verändert, als eine Art retardierte Porus- bzw. Stigmenbildungsanlage „entlarvt" werden, in welche eine (wie im Falle der Abb. 3c, nFli) dorsal gelegene, ursprünglich halbfreie Flügelanlage etwa vom reversen Bildungstypus ihre Flügelblattbildung allmänlich hineinverlagert haben könnte (also in Richtung von Abb. 3c nach 3a). Im Zuge der stammesgeschichtlichen Entwicklung könnte in dieser Weise schließlich eine in die Leibeshöhle versenkte Flügelblattbildung von so hoher Vollkommenheit entstanden sein, wie im vorliegenden Falle bei den Schmetterlingen.

Damit enden meine Ausführungen über die Ergebnisse einer Arbeit, die dank der Förderung durch Herrn Prof. Dr. G. Koller am hiesigen Zoologischen Institut zu Ende geführt werden konnte. Nach seinem unerwarteten und von seinen Schülern sehr betrauerten Hinscheiden übernahm Herr Dozent Dr. G. Altmann das Thema als stellvertretender Dr.-Vater, wofür ich ihm sehr herzlich danke. Weiterhin bedanke ich mich bei Herrn Dr. J. Daum sowie Frau A. Ballmann-de-Marti für die Anfertigung von Mikrofotos und schließlich bei Frl. G. Simon und Frl. H. Seinsoth für so manche wertvolle Hilfeleistung.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse

1. Bei Antheraea pernyi besteht in der Normalentwicklung der Flügelimaginalscheibe ein Kontakt zwischen ihrer anlagebildenden Innenwand und dem lateralen Tracheenbogen bis zur 3. Häutung. Zu Beginn des 4. Stadiums entsendet der mittlere Abschnitt des Tracheenbogens 2 Partien von Tracheolenbildungszellen, welche vorübergehend eine Zweiteiligkeit der von ihnen berührten Anlagebildung hervorrufen.

2. Die Flügelimaginalscheibe sowie ein Hypodermisbereich, der nach dorsal an sie angrenzt, sind vom 2. bis zum 4. Stadium von ihrer prospektiven Entwicklungsrichtung ablenkbar. Im 4. Stadium ist die isolierte Flügelanlage zur präsumptiven Flügelblattbildung in der Leibeshöhle fähig, verrät jedoch nach zusätzlichen Verletzungen noch eine dermoide Ablenkbarkeit.

3. Der Hypodermisbereich unterhalb einer neugebildeten Flügelanlage ist zur Bildung eines ihr zugeordneten neuen Blutzellensäckchens fähig; dieses entsteht in Form von zahlreichen (bis zu 11) Blutzellenballen, die sich nebeneinander und nacheinander aus der Hypodermis entwickeln; dabei bildet sich jeder Blutzellenballen im Laufe mehrerer Mitoseschritte aus einer einzigen sich teilenden Hypodermiszelle. — Jedes Blutzellensäckchen besteht und vergeht mit der (alten bzw. neuen) Anlagebildung, welcher es zugeordnet ist; es offenbart eine Wundheilungsfunktion nach Verletzungen der Flügelanlage; dabei werden die Wundstellen mit Blutzellenballen bedeckt, welche auch Konkremente aufnehmen.

4. 2 Formen der Ablenkbarkeit von der ursprünglichen Entwicklungsrichtung manifestieren sich im 2.—4. Raupenstadium an der Flügelimaginalscheibe, nämlich 1. eine *dermoide Ablenkung*, wobei die Flügelanlage wieder in die Hypodermis miteinbezogen werden kann, oder in Form von häutigen Säckchen und Bläschen mit bzw. ohne Chitin- und Anlagebildungen stagniert, oder aber häutige Wucherungen bildet — und 2. eine Ablenkbarkeit von dem Formbildungsschema der Normogenese, wobei die Flügelblattbildung durch atypische Umbildungen der Flügelanlage wieder angestrebt werden kann.

5. Die *dermoide Ablenkbarkeit* des Flügelsäckchens im 2. und 3. Stadium ist auf die Unterbrechung des Tracheenbogenkontaktes und auch der Hypodermisverbindung zurückzuführen — die Abweichungen von dem normalen Formbildungsgeschehen aber beruhen letztlich auf dem Verlust des ersteren allein. So reguliert sich die Anlagebildung im *2. Stadium* aus Teilen der *Innen- und Außenwand*, im *3. Stadium* aus *Innen- oder Außenwand* und beschränkt sich schließlich im *4. Stadium* auf die Seite der *Innenwand*. Nach Rückbildung oder aber Verlagerung der ursprünglichen Anlagebildung kann an dem dorsalen Einstülpungsrand des alten Flügelsäckchens bzw. darüber in der Hypodermis eine neue Flügelanlage entstehen.

6. Stets bildet sich im isolierten Flügelsäckchen des *2. und 3. Stadiums* die Anlage an der Stelle, die von Tracheen bzw. Tracheolenbildungszellen berührt wird; fehlt dieser Kontakt, so entfällt auch die Anlagebildung. In isoliertem Zustand hypertrophiert die Anlagebildung in der Leibeshöhle zu der soliden Wucherung einer Epithelperle anstatt ein Flügelblatt auszubilden; verwächst sie jedoch mit der Hypodermis, dann ist auch wiederum eine Flügelblattbildung möglich.

7. Bei Antheraea pernyi besteht der mittlere Abschnitt des lateralen Tracheenbogens an der Flügelimaginalscheibe aus dem geschlossenen Mittelstück, welches zu einer bzw. auch zu beiden Seiten von verästelten, offen mit Tracheolen auslaufenden Dorsalästen flankiert wird. — Im 4. Stadium bildet sich eine Einschnürung in der Mitte des Tracheenbogens. Die Dorsaläste sind häufig an der vorderen Flügelanlage stärker ausgebildet als an der hinteren, bezüglich des Mittelstückes verhält es sich umgekehrt. — Ein Vergleich der Tracheenbögen bei einigen Sphingiden, Saturniden und Nymphaliden ließ einen unterschiedlichen Aus-

bildungsstand der Dorsaläste in Beziehung zu dem von ihnen flankierten Mittelstück erkennen, der jedoch für die einzelnen Familien eine charakteristische Form annehmen konnte.

8. Das *im 2. und 3. Stadium* isolierte Mittelstück des Tracheenbogens zeigt noch eine *dermoide Ablenkbarkeit* (Bläschen- und Chitinperlenbildung), welche unabhängig von dem Differenzierungszustand der Flügelimaginalscheibe auftritt. In diesem Fall geht die Bildung primärer Flügeltracheen von verschiedenen Orten der Beintracheen aus. Jedoch schon *im 3. und erst recht im 4. Stadium* treten *selbstdifferenzierungsfähige* Mittelabschnitte des Tracheenbogens in der Leibeshöhle auf.

9. Eine Porusbildung mit verletzten Tracheen zeigten einige Stellen der Hypodermis im Umkreis des geschlossenen Stigmas zwischen dem 2. und 3. Thoraxsegment, sowie einzelne Flügelsäckchen des 3. Stadiums. In einigen Fällen öffnete sich schon im Raupenstadium die Anlage des 2. Thorakalstigmas und ließ die Reste degenerierter Tracheenspiralen nach außen in die Kutikula passieren.

Literatur

Köhler, W.: Die Entwicklung der Flügel bei der Mehlmotte Ephestia kühniella Zeller, mit besonderer Berücksichtigung des Zeichnungsmusters. Z. Morph. u. Oek. Tiere 24 (1932).

Kopec, S.: Physiological selfdifferentiation of the winggerms grafted on craterpillars of the opposite sex. J. exp. Zool. 36 (1922).

Kuntze, H.: Die Flügelentwicklung bei Philosamia cynthia Drury; mit besonderer Berücksichtigung des Geäders, der Lakunen und des Tracheensystems. Z. Morph. u. Oek. Tiere 30 (1936).

Lemppenau, M.: Über die Entstehung von Mehrfachbildungen der Flügelimaginalscheibe bei Großschmetterlingen. Experientia 16 (1960a).

Lemppenau, M.: Regenerattypen der Flügelimaginalscheibe bei Antheraea pernyi Guér. und anderen Großschmetterlingen. Experientia 16 (1960b).

Lemppenau M.: Zur Herkunft primärer Flügeltracheen nach dem Ausfall des Tracheenbogens bei dem Eichenseidenspinner Antheraea pernyi Guér. Naturw. 47 (1960c).

Pankritius, P.: Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Flügelentwicklung bei den Insekten. Diss. Philos. Regimont 1884.

Pflugfelder, O.: Experimentelle Erzeugung von Chitinperlen bei Insekten. Zool. Anz. 19 (1935).

Piepho, H.: Wachstum und totale Metamorphose an Hautimplantaten von Schmetterlingen. Biol. Zbl. 58 (1938).

Schlüter, J.: Die Entwicklung der Flügel bei der Schlupfwespe Habrobracon juglandis. Z. Morph. u. Oek. 27 (1933).

Tannreuther, G. W.: Origin and development of the wings of Lepidoptera. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. 29 (1910).

Tower, W. L.: The origin and development of the wings of Coleoptera. Zool. Jb., Abt. Anat. 17 (1903).

Ubisch, L. von: Über Flügelregeneration beim Schwammspinner Lymantria dispar. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. 31 (1911).

Vogt, M.: Zur labilen Determination der Imaginalscheiben von Drosophila. Biol. Zbl. 65 (1946).

Weber, H.: Lehrbuch der Entomologie. Jena: Gustav Fischer (1933).

Wegener, M.: Über Bildungsherde der Hämocyten bei Lepidopterenlarven. Z. Morph. u. Oek. Tiere 5 (1926).

Weismann, A.: Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an Musca vomitoria und Sarcophaga carnaria. Z. Zool. 14 (1861).

Liste der Abkürzungen zu den Abbildungen 1—25

Abl	Ablösungsstelle des Flügelsäckchens von der Hypodermis (bzw. des Blutzellenballens)
Abst	Abdominalstigma
a Fli	alte Flügelimaginalscheibe
Afw	Aufwölbung der Anlage
a St	aktiviertes Stigma
Ba	Basalmembran
Bl	Blutzellen der Hämolymphe
Blä	Bläschenbildung an Tracheenenden
Blb	Blutzellenballen
Bls	Blutzellensäckchen
Bo	Boden des umgebildeten Flügelsäckchens aus der ehemaligen Innen- und Außenwand
Chik	Chitinkern einer Chitinperle
Chil	Chitinleiste zwischen Innen- und Außenwand des Flügelsäckchens
Chip	Chitinperle
Chiz	Chitinzapfen der Kutikula
Co-Ra	Costo-Radiusfeld (vordere Hälfte des Flügelblattes)
dA	dorsale Äste am Mittelstück des Tracheenbogens
dE	Endäste der Dorsaläste mit Tracheolenbüscheln
dTr	vom Tracheenbogenstamm nach dorsal wachsende Trachee
Dtr	ins rudimentäre Stigma einmündende dorsale Trachee
Einst	Einstülpungsöffnung der Hypodermis ins primäre Flügelsäckchen
En	Endokutikula
Ex	Exuvie
Fa	Faltenbildungen der Hypodermis
Fli	Fügelimaginalscheibe
Fltr	Flügeltracheen
gSt	geschlossenes Stigma
gK	große Kerne der Hypodermiszellen
hFli	hintere Flügelimaginalscheibe
Htl	geöffneter Hautladen der Hypodermis über der Flügelimaginalscheibe
Hy	Hypodermis bzw. Ausläufer derselben
kK	Kleine Kernformen der Hypodermiszellen
$Ko_{1—2}$	Kontaktstellen isolierter Flügelsäckchen mit Tracheolenbildungszellen
Kon	Konkremente

korr. Fli	korrespondierende Flügelimaginalscheibe
Ku	Kutikula
Laf	Lamellosafasern
Lak	Lakunen des präsumptiven Flügelblattes
Ltr	Lateraler Tracheenstamm
Lu	Lumen
Me-An	Medio-Analfeld (hintere Hälfte des Flügelblattes)
Mi	Mitose
Mim	Mittelmembran des Flügelblattes
Mst	Mittelstück des Tracheenbogens
Mtr	Matrix von Tracheen, sowie Chitin- und Epithelperlen
Na	Narbe an schlecht verheilten Sektionsstellen des Tracheenbogens
nFli	neugebildete Flügelimaginalscheibe
pl. Tr	plasmatische Tracheenröhren ohne Spiralfaden
prFlb	präsumptives Flügelblatt
prf. St	präformierte Stelle (Einschnürung) am Tracheenbogen
Prst	Prothorakalstigma
Prtr	Prothorakaltrachee
Ps	Peripodialsack des Flügelblattes
S_{1-3}	1. — 3. Segmente einer Raupe
Schl	Schale um den Kern einer Chitinperle
Spf	Spiralfaden der Tracheen
Sta	Stagnation der Flügelsäckchen
Stu	Stumpf des Tracheenbogens bzw. der Beintracheen
Sy	bindegewebsartige Synzytien
Trb	Tracheenbogen
Trbä	bäumchenförmiger Auswuchs der Dorsaltracheen
Trba	vorderer Tracheenbogenstamm
Trbp	hinterer Tracheenbogenstamm
Trbü	Tracheolenbüschel des gestielten Tracheolensystems
Trl	Tracheolen
Trlb	Tracheolenbildungszellen
Trsys	Tracheolensystem
Ust	Umstülpung der Innenwand
vFli	vordere Flügelimaginalscheibe
vSt	verschlossenes Stigma zwischen den Flügelanlagen
vTra	vordere Beintrachee
Vtrp	hintere Beintrachee
Vw	Verwachsungsstelle der isolierten Imaginalscheibe mit der Hypodermis
Wa	Außenwand des Flügelsäckchens
Wi	Innenwand des Flügelsäckchens
Wu	Wucherung der Bläschenhypodermis isolierter Flügelsäckchen
Zl	Lamelle zwischen Flügelblatt und Peripodialsack
Z_4	4-Zellenstadium
Z_8	8-Zellenstadium

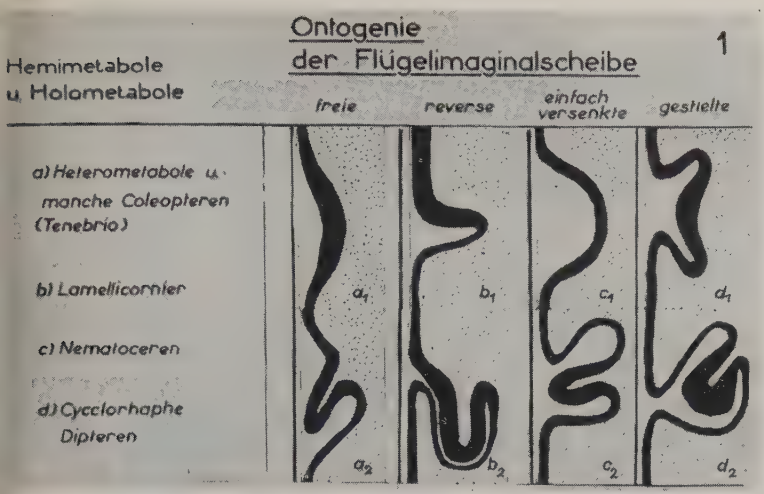
Tafel I

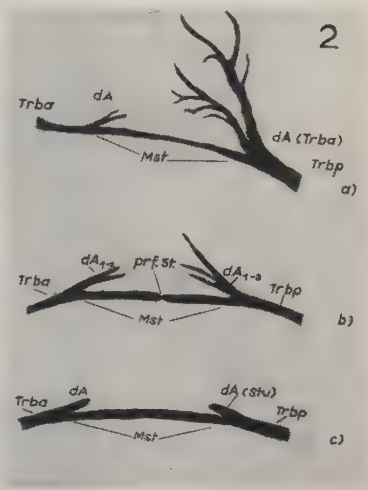
Spalte I: Normalentwicklung

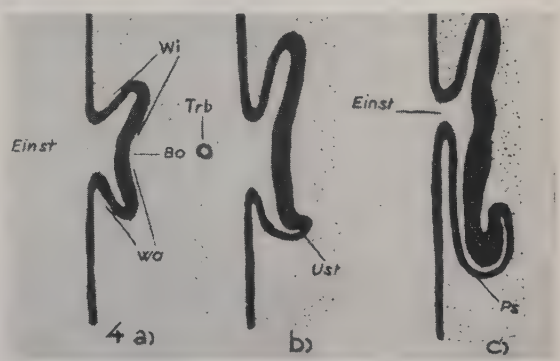
Spalte II und IV: Formen der Anlagebildung nach Sektionen des Tracheenbogens bzw. Isolierung des Flügelsäckchens

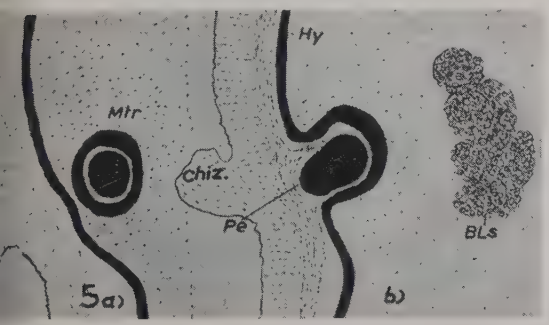
Spalte III: Formen einer dermoiden Stagnation des Flügelsäckchens ohne Anlagebildung

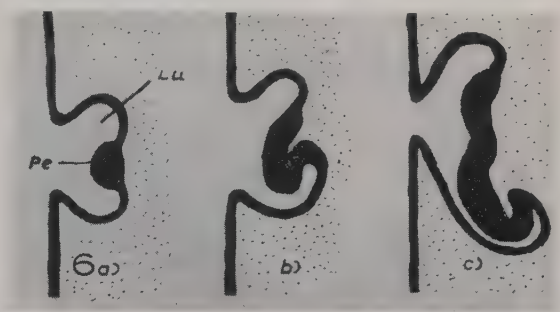
Spalte V: Die dermoide Ablenkbarkeit isolierter Teile des Tracheenbogens im 2.—4. Raupenstadium











(Bilderläuterungen s. Rückseite!)

Abb. 1 Die Bildung der Flügelimaginalscheibe bei einigen Hemi- und Holometabolen in je 2 aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien (nach Tower, 1903 und Weber, 1933):

a) die freie Bildung der Flügelanlage (simple type)
b) die reverse, halbfreie Bildung derselben (enclosed type)
c) die einfach versenkte Bildungsweise (recessed type) und
d) die „gestielte" Bildung der Flügelanlage (stalked type)

Abb. 2 Der mittlere Abschnitt des lateralen Tracheenbogens
a) bei einer Sphingide (Deilephila euphorbiae) .
b) einer Saturnide (Antheraea pernyi) und
c) einer Nymphalide (Pieris rapae, nach Tannreuther 1910)

Abb. 3 a) Flügelsäckchen des 3. Stadiums mit normaler Anlagebildung beginnt sich nach dem Verlust des Tracheenkontaktes nach dorsal umzustellen (Pfeil)
b) Verlagerung der Anlagebildung von der ursprünglichen Innenwand auf die ehemalige Außenwand; am dorsalen Einstülpungsrand des alten Flügelsäckchens die Neubildung einer 2. Flügelanlage
c) Totale Neubildung einer Flügelanlage über dem seitenverkehrt orientierten alten Flügelsäckchen in der Hypodermis
(Querschnitte durch die Raupe, halbschematisch, Vergr. ca 1/110)

Abb. 4 a) Rückzug des Flügelsäckchens von dem durchtrennten Tracheenbogen in Richtung zur Hypodermis
b) Umstülpung am ventralen Ende des (aus Innen- und Außenwand zusammengesetzten) Säckchenbodens
c) präsumptive Flügelblattbildung vom Säckchenboden aus
(3 aufeinanderfolgende Querschnitte durch die Raupe, 37 Tage nach der Sektion des Tracheenbogens im 2. Stadium; Vergr. ca. 1/90)

Abb. 5 a) Bläschen mit Dermoidperle eines im 3. Stadium isolierten Flügelsäckchens im Querschnitt
b) Wiedereinbeziehung des Bläschens in die Hypodermis, 12 Tage nach der Operation
(Querschnitte durch die Raupe, halbschematisch; Vergr. ca. 1/110.)

Abb. 6 a) Wieder in die Hypodermis einbezogene Dermiodperle des Flügelsäckchens
b) Auswachsende Anlagebildung
c) Beginn der präsumptiven Flügelblattbildung
31 Tage nach der Isolierung des Flügelsäckchens im 2. Stadium, halbschematisch Vergr. ca. 1/90

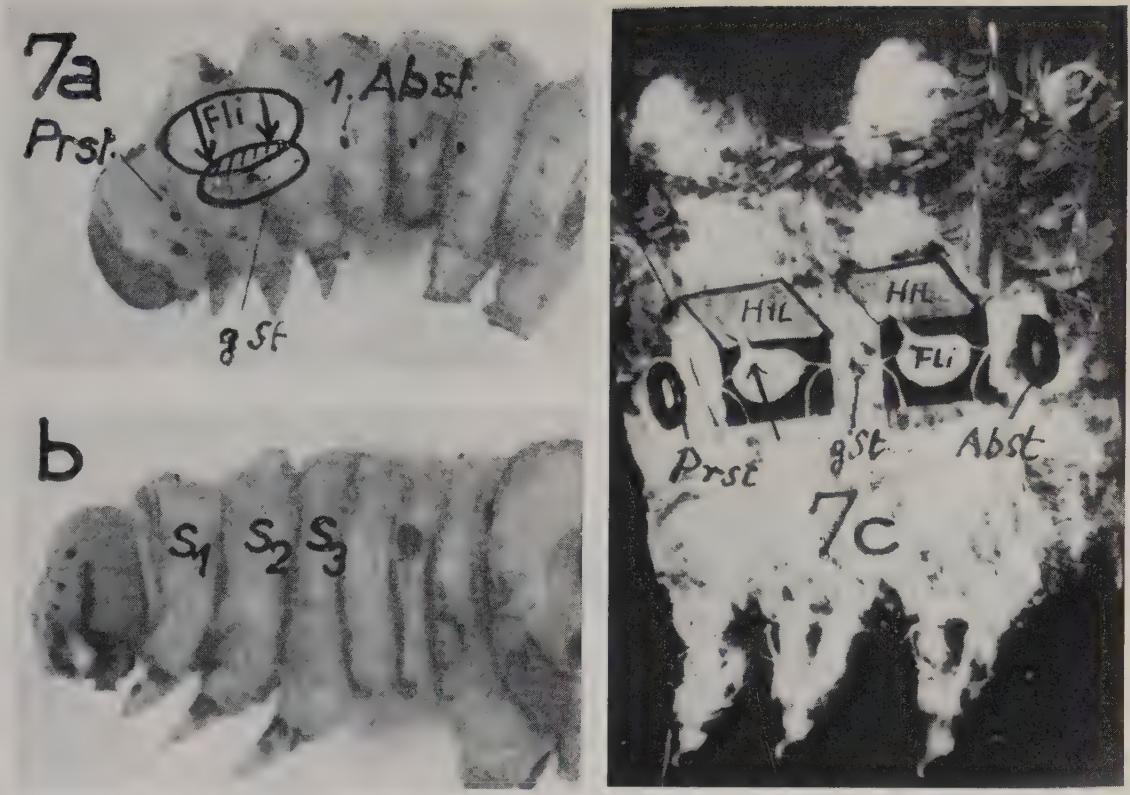


Abb. 7 a) Raupe des 4. Stadiums von Antheraea pernyi, mit dem mutmaßlichen Bereich des Flügelbildungsfeldes im Meso- und Metathorax (größerer Kreis) und des Porusfeldes im Umkreis des geschlossenen Stigmas (kleinerer Kreis)

b) Raupe des 5. Stadiums mit den ersten 3 Körpersegmenten. Total (Vergr. ca. 1/3)

c) Totalpräparat einer Raupe mit den beiden Flügelimaginalscheiben der linken Körperseite, nach Öffnung der Leibeshöhle im 4. Stadium (Vergr. ca. 1/7)

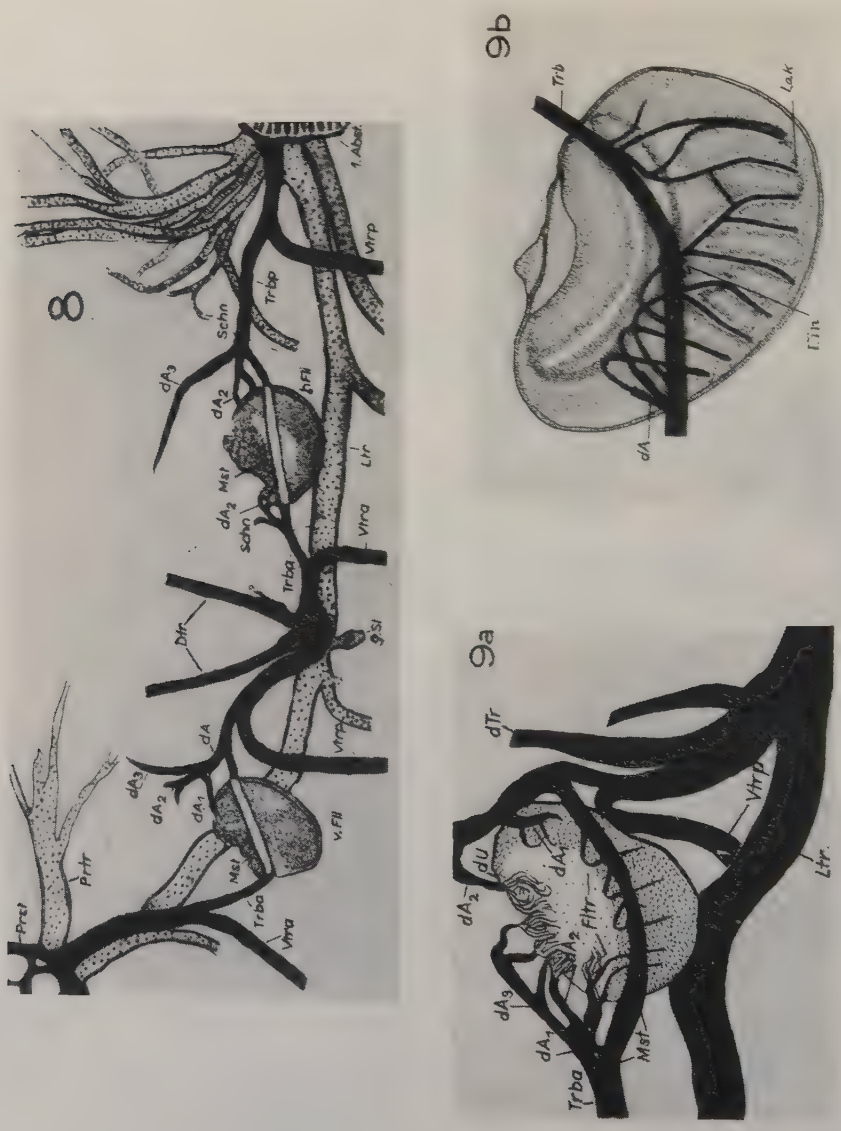


Abb. 8 Totalpräparat des lateralen Tracheensystems zwischen Prothorakalstigma und 1. Abdominalstigma bei einer Raupe 4. Stadiums (System der Tracheenbögen und Beintracheen schwarz, der Tracheenabschnitt hinter den Flügelimaginalscheiben weiß ausgespart, die übrigen Tracheen schraffiert (Vergr. ca. 1/25)

Abb. 9 a) Vordere Flügelimaginalscheibe des 5. Stadiums mit lateralem Tracheenbogen (schwarz) und einwachsenden Flügeltracheen (Totalpräparat Vergr. ca. 1/35)

b) Hintere Flügelimaginalscheibe mit Tracheenbogen und primärem Tracheensystem (Totalpräparat Vergr. ca. 1/100)

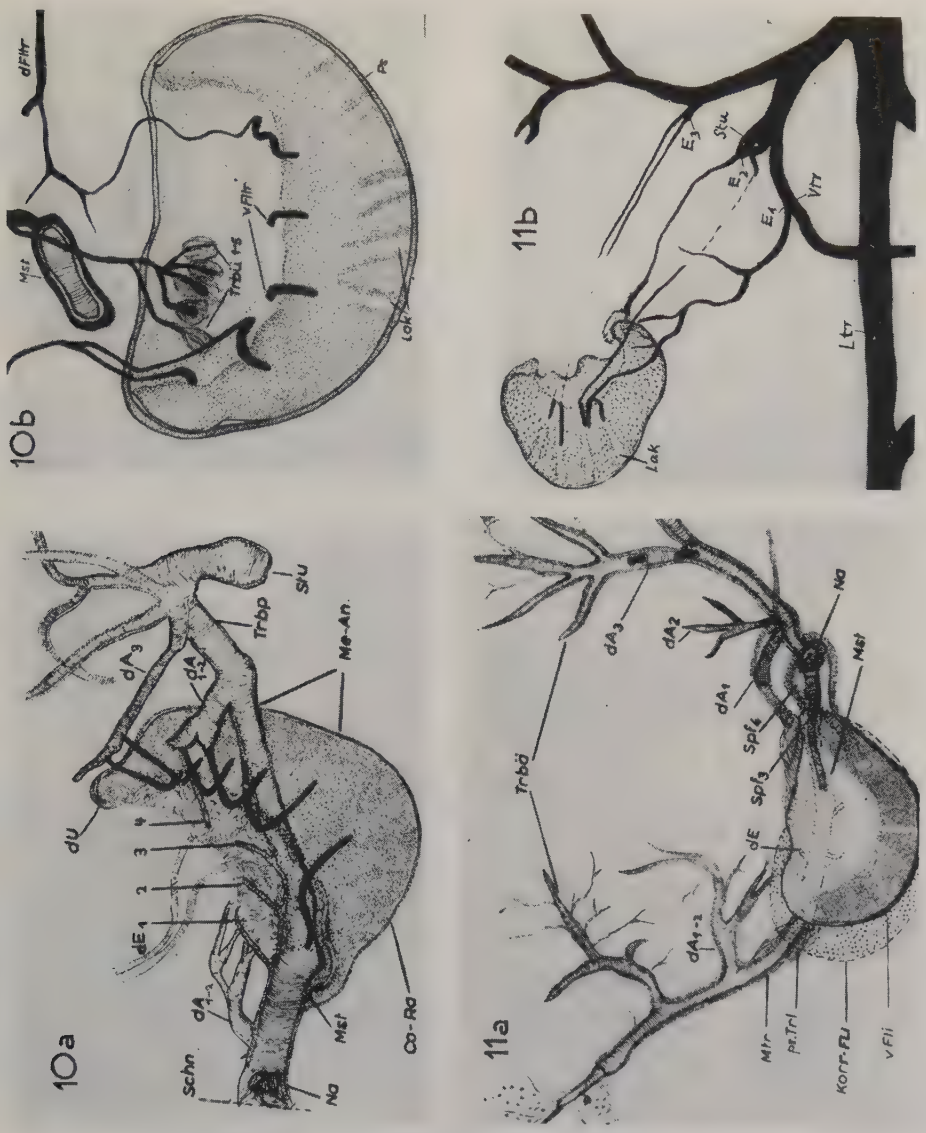


Abb. 10 a) Vordere Flügelimaginalscheibe des 5. Stadiums, tracheisiert von dem isolierten Mittelstück des Tracheenbogens (total, Vergr. ca. 1/90)
b) Hintere Flügelimaginalscheibe mit dem dermoid bläschenförmigen Mittelstück, das im 3. Stadium isoliert worden war (total, Vergr. ca. 1/110)

Abb. 11 a) Vordere Flügelimaginalscheibe nach der Operation mit dem größeren Umriß der normalen Flügelimaginalscheibe desselben Tieres im 4. Stadium; das im 3. Stadium isolierte Mittelstück des Tracheenbogens mit hypertrophierten Dorsalästen (total, Vergr. ca. 1/90)
b) Hintere Flügelimaginalscheibe des 5. Stadiums ohne Tracheenbogen nach seiner Sektion im 3. Stadium. Tracheisierung durch Flügeltracheen, die von verschiedenen Orten der Beintrachee entspringen (total, Vergr. ca. 1/30)

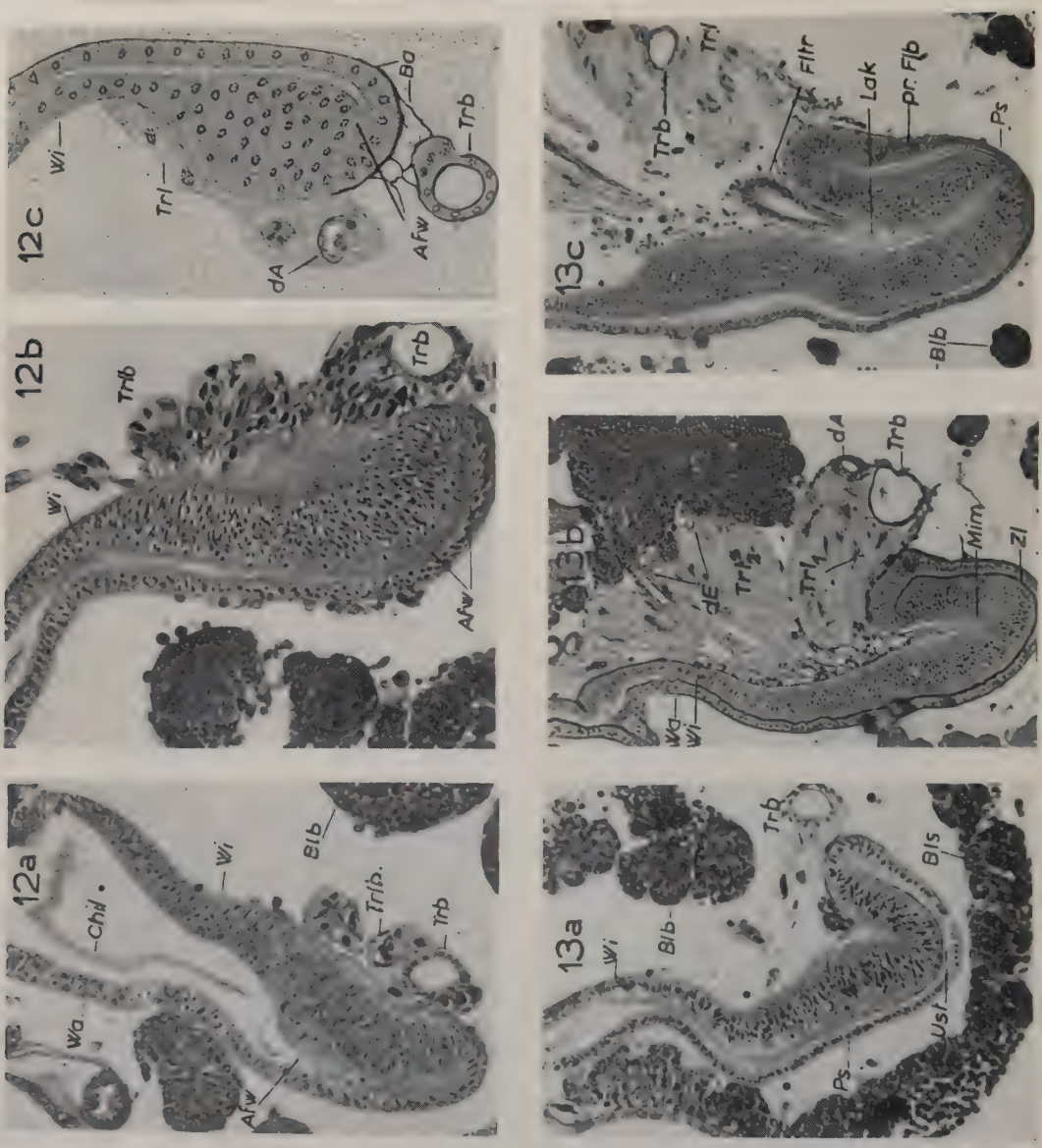


Abb. 12 a) Flügelsäckchen zu Beginn des 4. Stadiums mit Aufwölbung an der unteren Innenwand
b) Sukzessive Verdickung der Innenwand von ventral nach dorsal
c) Zerreißende Basalmembranen zwischen Innenwand und Tracheenbogen infolge fehlender Tracheelenbildungszellen; 2 Tage nach der 4. Häutung
(Längsschnitte durch das Flügelsäckchen, Vergr. ca. 1/240)

Abb. 13 a) Beginn der präsumptiven Flügelblattbildung im 4. Stadium; Umstülpung am unteren Ende der Innenwand; Vergr. ca. 1/240
b) Ventrad vom Tracheenbogen auswachsendes Flügelblatt mit Mittelmembranbildung im 4. Stadium
c) Lakune mit einwachsender Flügeltrachee im präsumptiven Flügelblatt des 5. Stadiums
(Längsschnitte durch die Flügelimaginalscheibe, Vergr. ca. 1/110)

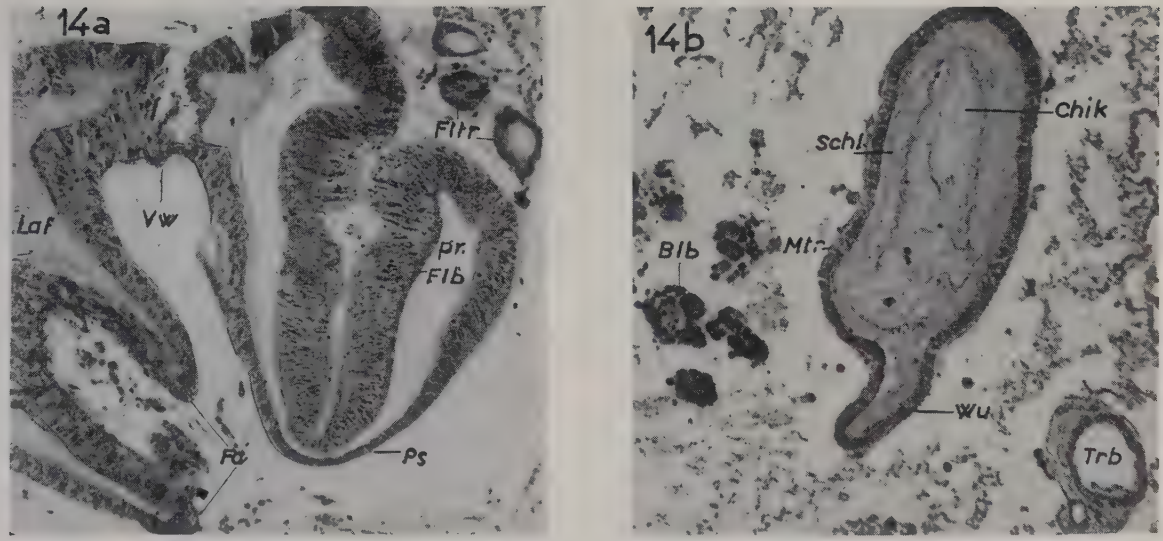


Abb. 14 a) Im 4. Stadium isoliertes und danach wieder mit der Hypodermis verwachsenes Flügelsäckchen mit Flügelblatt; Vergr. ca. 1/220

b) Im 3. Stadium von der Hypodermis abgelöstes, danach isoliert verbleibendes Flügelsäckchen, ein Hautbläschen mit Chitinperle bildend; 40 Tage nach der Operation, 23 Tage nach der 4. Häutung; Vergr. ca. 1/340

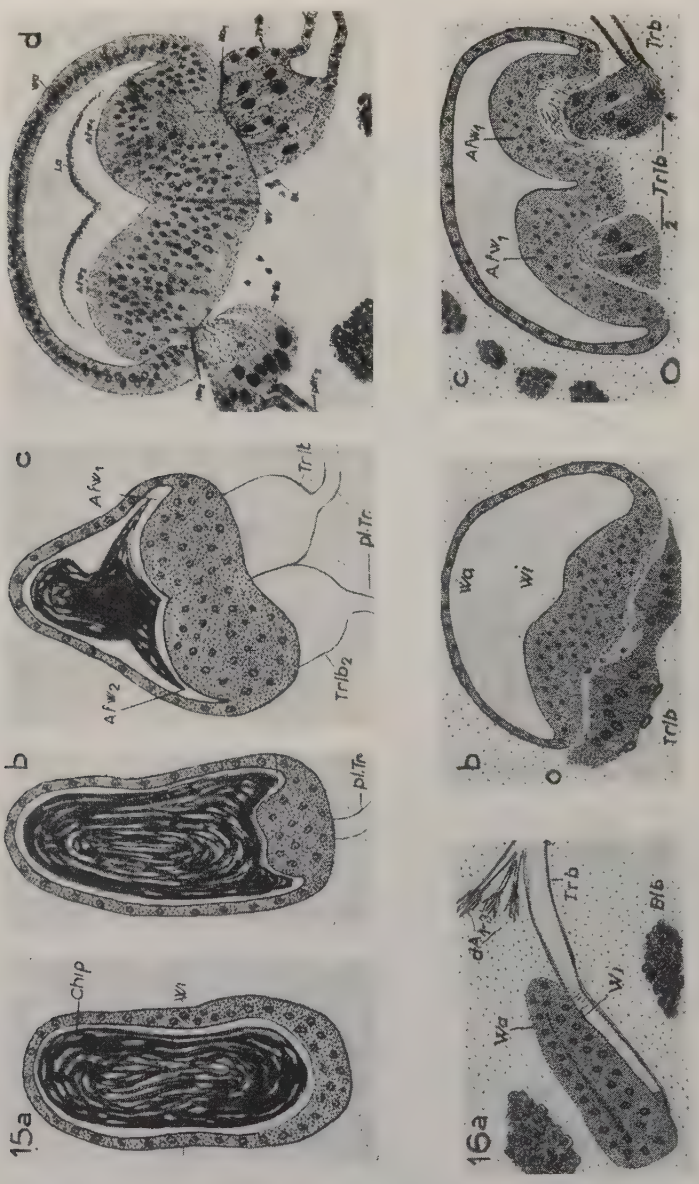


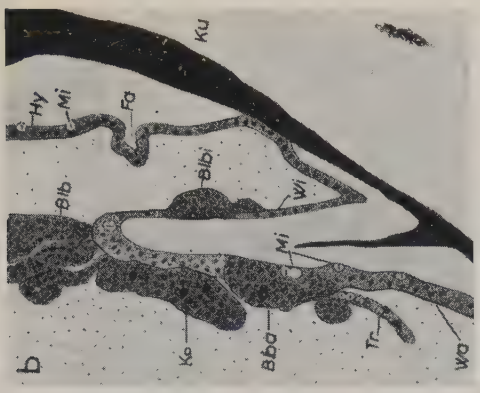
Abb. 15 a) Im 3. Stadium isoliertes Flügelsäckchen bildet ohne Tracheenkontakt ein chitinbildendes Hautbläschen, an dem noch die Verdickung der ehemaligen Innenwand zu erkennen ist

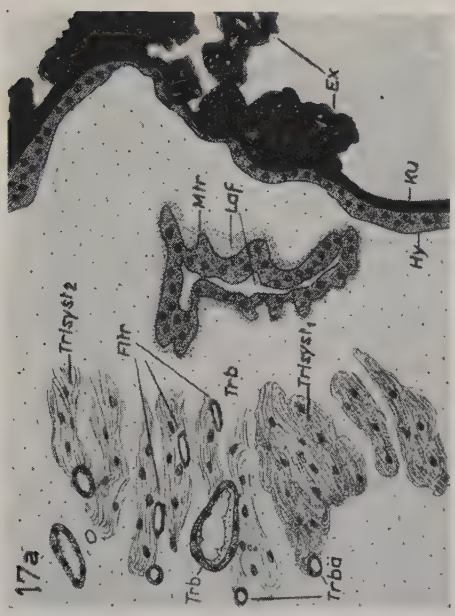
b) Dasselbe Implantatbläschen des Flügelsäckchens zeigt eine erste Anlagebildung an der Stelle eines neugewonnenen Tracheenkontaktes

c) und d) Doppelte Aufwölbung der Anlagebildung. (Querschnitte durch die Raupe, Vergr. ca. 1/160)

Abb. 16 a) Normales Flügelsäckchen des 3. Stadiums mit erster Anlagebildung der Innenwand (Querschnitt, Vergr. ca. 1/250)

b) und c) Querschnitte durch die doppelt aufgewölbte Anlagebildung im 4. Stadium. Vergr. ca. 1/160





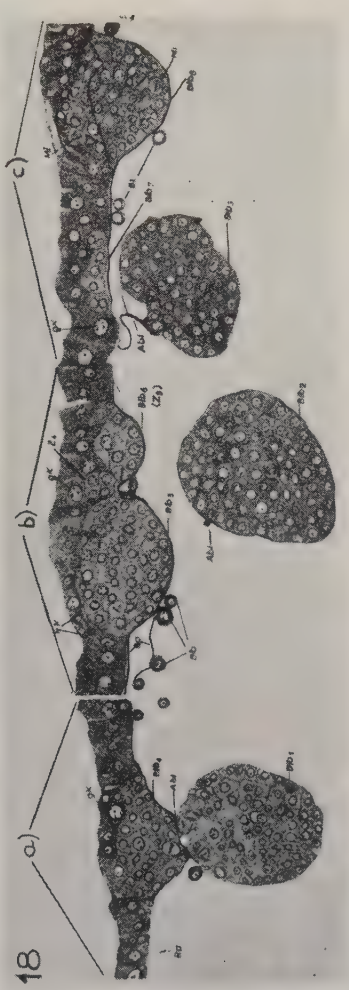


Abb. 17 a) Dermoide Wucherung eines im 4. Stadium isolierten, durch Einschnitte verletzten Flügelsäckchens, 21 Tage nach der Operation im 4. Stadium; Vergr. ca. 1/160

b) Dorsad ausgerichtetes, leicht verletztes Flügelsäckchen nach Sektion des Tracheenbogens im 3. Stadium. Wundheilungsfunktion des Blutzellensäckchens, 17 Tage nach der Operation Vergr. ca. 1/220;

Abb. 18 a) 2 hintereinander aus der Hypodermis entstehende Blutzellenballen (Blb_1/Blb_2)

b) 3 nebeneinander in der Hypodermis entstehende Blutzellenballen, darunter ein von der Hypodermis abgelöster Blutzellenballen (Blb_2)

c) Neben einem an der Hypodermis hängenden Blutzellenballen (Blb_3) noch 3 weitere Blutzellenballen im Entstehen. 9 Tage nach der Isolierung des Flügelsäckchens im 3. Stadium. Querschnitte durch die Hypodermis; Vergr. ca. 1/540

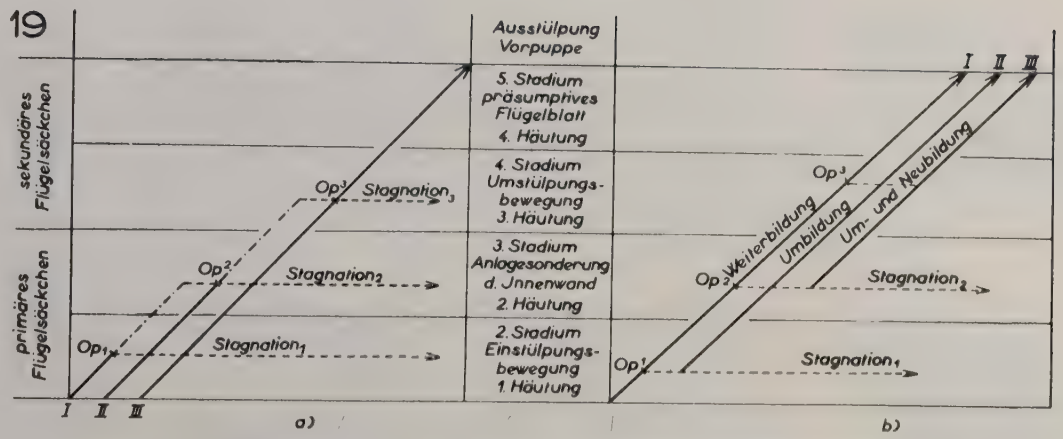
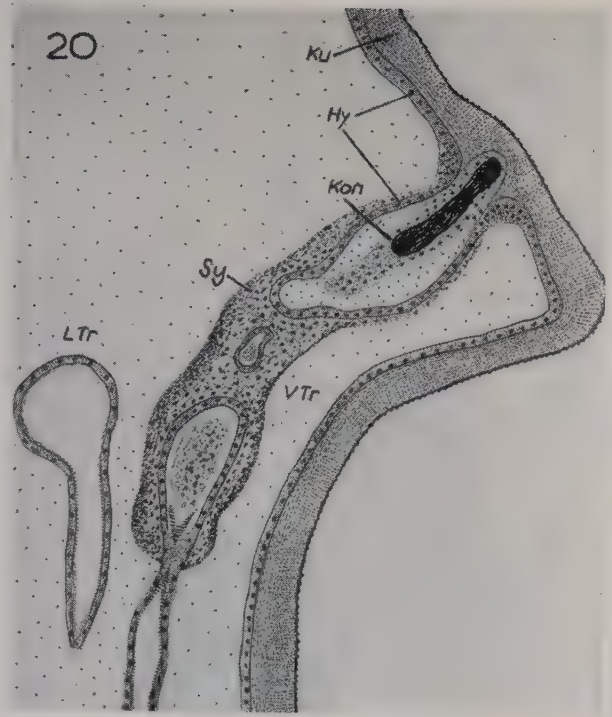


Abb. 19 a) Die dermoide Ablenkbarkeit des isolierten Flügelsäckchens im 2.—4. Stadium (bzw. des isolierten Tracheenbogenmittelstückes im 2.—3. Stadium); schematisch dargestellt durch die postoperativ von dem normalen Weiterbildungsweg (I-III) ausscherenden Stagnationslinien 1—3

b) Abweichungen von der Normalentwicklung (Weiterbildung I) nach vorübergehender Stagnation des Flügelsäckchens (infolge von Tracheenbogenausfall, Verletzungen bzw. Isolierung desselben)
Op1—3 = Operation post 1.—3. Häutung (2.—4. Stadium)



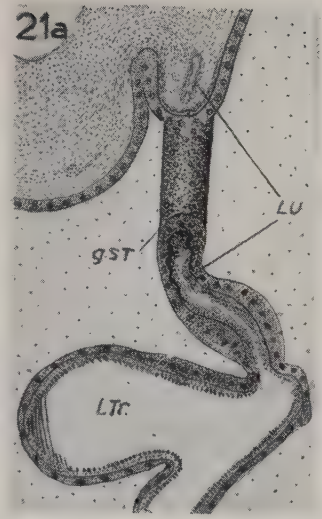
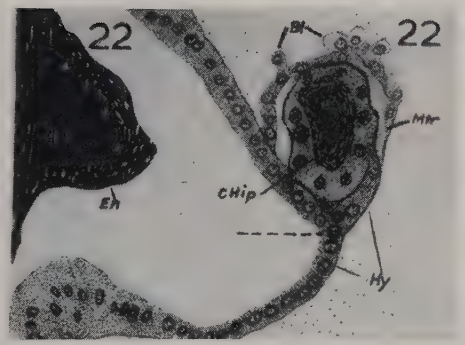
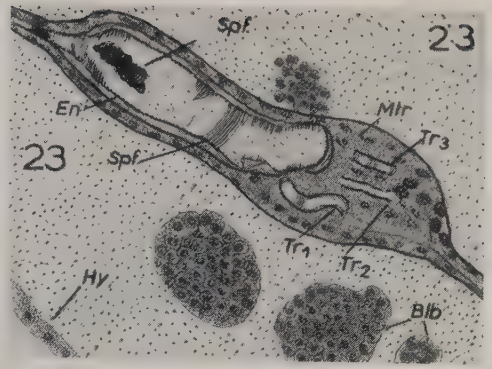


Abb. 20 Verbindung der Beintrachee mit der Hypodermis in Beziehung zu einer Ephitelisation von Konkrementen, 25 Tage nach der Tracheensektion; (Querschnitt durch eine Raupe 5. Stadiums, Vergr. ca. 1/160)

Abb. 21 a) Das im 5. Raupenstadium noch geschlossene, präsumptive 2. Thorakalstigma, dessen Lumen (noch ohne Tracheenspirale!) im Chitin der Kutikula endet

b) Das im 5. Raupenstadium durch passierende Konkremente stark erweiterte und aktivierte, nach außen geöffnete Stigma. 25 Tage nach der Tracheensektion, 9 Tage nach der 4. Häutung; Vergr. ca. 1/160





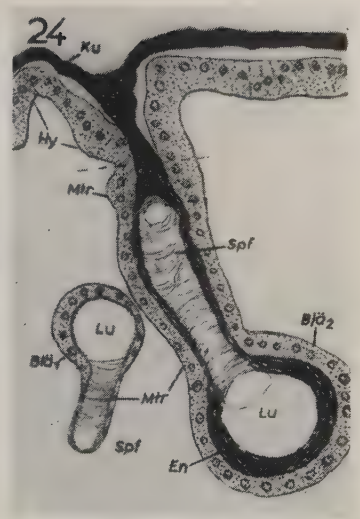


Abb. 22 Oval-bläschenförmiges, entdifferenziertes Tracheenstück mit chitinbildendem, kubischem Epithel, das mit der Hypodermis verwächst (beginnende Porusbildung?). Querschnitt, Vergr. ca. 1/510

Abb. 23 Isoliertes, länglich-bläschenförmiges Tracheenstück dorsal über der Ansatzstelle der Flügelimaginalscheibe, ohne Porusbildung, mit neubildungsfähiger Matrix an den Sektionsstellen (Tr_{1-3}). Verstärkte Endokutikulabildung (12 Tage nach der Operation im 3. Stadium; Vergr. ca. 1/340

Abb. 24 Isoliertes Tracheenstück ventral der Flügelimaginalscheibe; mit Porusbildung an der einen und Bläschenbildung an der anderen Sektionsstelle; verstärkte Endokutikulabildung (schwarz) der verdickten Tracheenmatrix. Konkremente nicht vorhanden (19 Tage nach der Operation im 3. Stadium; Vergr. ca. 1/510)

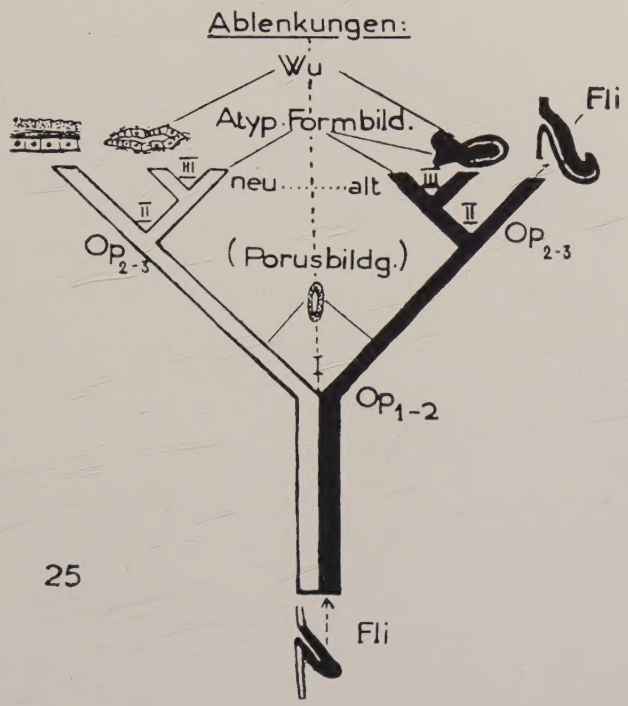


Abb. 25 Schema der Ablenkungsmöglichkeiten von der prospektiven Entwicklungsrichtung (weiß in Richtung zur Haut, schwarz in Richtung zur Flügelblattbildung); die dermoiden Bildungsmöglichkeiten der Flügelimaginalscheibe sind hierbei in Alternative gesetzt zu den Um- und Neubildungsvorgängen derselben, die zur Organbildung führen